作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2023, 49(1): 140–152 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2023.23020

玉米籽粒淀粉含量全基因组关联分析和候选基因预测

王锐璞[1,**] 董振营[1,2,**] 高悦欣[1] 鲍建喜[1] 殷芳冰[1] 李金萍[2] 龙 艳[1,2,*] 万向元[1,2,*]

[1] 北京科技大学生物与农业研究中心 / 化学与生物工程学院 / 顺德研究生院 / 北京中智生物农业国际研究院, 北京 100083; [2] 北京首佳利华科技有限公司 / 主要作物生物育种北京市工程实验室 / 生物育种北京市国际科技合作基地, 北京 100192

摘 要: 玉米是重要的粮食作物, 其籽粒重量的 70%来自于淀粉。淀粉不仅是人类及其他动物的主要能量来源, 同时也是化工等行业的重要原料。本研究利用 711 份玉米自交系作为关联群体, 对 2 个环境下玉米籽粒湿基淀粉含量和干基淀粉含量进行统计分析, 结合覆盖玉米全基因组的 2799 个单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)标记, 通过 FarmCPU 模型对玉米籽粒淀粉含量性状开展全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS), 共关联到 67 个显著 SNP 位点, 其中 23 个高可信度显著 SNP 位点可在多个环境重复检测到。3 个高可信度 SNP 标记位点为本研究首次发现与玉米籽粒淀粉含量相关, 其余 20 个 SNP 标记位于前人已定位 QTL (quantitative trait locus)置信区间或/和已报道与籽粒淀粉含量显著相关 SNP 标记 1 Mb 之内。进一步通过基因功能注释、基因本体论(gene ontology, GO)分析及籽粒胚乳基因表达分析, 在 23 个高可信度显著 SNP 位点上下游各 200 kb 候选区间共挖掘 45 个重要候选基因, 涉及淀粉生物合成与代谢、碳水化合物代谢、糖代谢、激素代谢等途径, 同时检测到 2 个已报道调控玉米籽粒淀粉含量的基因 *Ae1* 和 *Pin1*。通过等位变异效应分析鉴定出 9 个主效 SNP 位点及其优异等位变异。本研究为深入解析玉米籽粒淀粉含量遗传机制提供了新的信息, 为加速培育高产、优质玉米新品种提供重要基因资源。

关键词: 玉米; 籽粒淀粉含量; 全基因组关联分析; 候选基因

Genome-wide association study and candidate gene prediction of kernel starch content in maize

WANG Rui-Pu[1,**], DONG Zhen-Ying[1,2,**], GAO Yue-Xin[1], BAO Jian-Xi[1], YIN Fang-Bing[1], LI Jin-Ping[2], LONG Yan[1,2,*], and WAN Xiang-Yuan[1,2,*]

[1] Zhongzhi International Institute of Agricultural Biosciences, Shunde Graduate School, School of Chemistry and Biological Engineering, Research Center of Biology and Agriculture, University of Science and Technology Beijing (USTB), Beijing 100083, China; [2] Beijing Engineering Laboratory of Main Crop Bio-Tech Breeding, Beijing International Science and Technology Cooperation Base of Bio-Tech Breeding, Beijing Solidwill Sci-Tech Co. Ltd., Beijing 100192, China

Abstract: Maize is an important food crop worldwide, and about 70% of its grain weight comes from starch. Starch is not only the main energy resource for human and other animals but also an important raw material for chemical industries. In this study, an association panel including 711 maize inbred lines was used for the examination of both wet-base starch content and dry-base starch content of maize kernel from two environments combined with 2799 single nucleotide polymorphism (SNP) markers spaning the whole genome of maize, genome-wide association study (GWAS) was carried out using FarmCPU model. 67 significant SNPs were identified, of which 23 highly reliable significant SNPs (HRS-SNPs) could be repeatedly associated in different environments. Three HRS-SNPs were reported for the first time by our study, and the remaining 20 HRS-SNPs were either located within the known quantitative trait loci (QTLs) or within 1 Mb of known SNPs associated with mazie kernel starch content.

本研究由国家重点研发计划项目“农业生物种质资源挖掘与创新利用”重点专项(2021YFD1200700)资助。
This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2021YFD1200700).

* 通信作者(Corresponding authors): 龙艳, E-mail: longyan@ustb.edu.cn; 万向元, E-mail: wanxiangyuan@ustb.edu.cn
** 同等贡献(Contributed equally to this work)
第一作者联系方式: 王锐璞, E-mail: 15903575520@163.com; 董振营, E-mail: zydong@ustb.edu.cn

Received (收稿日期): 2022-02-27; Accepted (接受日期): 2022-05-05; Published online (网络出版日期): 2022-05-24.
URL: https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20220523.1739.008.html

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Through gene function annotation, gene ontology (GO) analysis and gene expression analysis, a total of 45 important candidate genes, involving starch biosynthesis, carbohydrate metabolism, sugar metabolism, hormone metabolism, and other pathways were identified within 200 kb regions around the HRS-SNPs. And two genes *Ae1* and *Pin1* which had been reported to regulate the maize kernel starch content were also detected. Furthermore, elite alles of the nine major SNPs was identified by allelic variation effect analysis. Our study provides new genetic information for further disecting the genetic mechanism of maize kernel starch content and provides important gene resources for accelerating the breeding of new maize varieties with high yield and quality.
Keywords: maize; kernel starch content; genome-wide association study; candidate gene

玉米(*Zea mays* L.)是重要的粮食作物, 淀粉占玉米成熟籽粒重量的70%左右, 构成玉米产量的主体部分, 是粮食、饲料的主要加工原料, 也是医疗、副食品、化工、酿造等行业的重要原料, 在保障世界粮食安全、经济发展及缓解能源危机等方面发挥巨大作用[1-2]。因此研究玉米籽粒淀粉含量、组成及其遗传调控机制对提高玉米的产量和品质均具有重要作用。

玉米籽粒淀粉含量为典型数量遗传性状, 受多个基因位点和环境因子的共同调控。玉米杂交育种的基础是自交系[3-4], 玉米籽粒淀粉遗传方式以加性效应为主, 选用高淀粉含量双亲有利于配制高淀粉含量杂交种; 反之, 若两亲本淀粉含量差异较大, 则不利于杂交种淀粉含量的提高[5-7]。利用分子遗传图谱定位调控玉米籽粒淀粉含量性状的位点、鉴定重要候选基因、开发与候选基因紧密连锁的分子标记可有效对调控玉米籽粒淀粉含量性状的遗传位点进行选择和育种应用。近年来, 对玉米籽粒淀粉含量的遗传分析也取得了一定进展。Zhang等[8]利用包含183个SSR (simple sequence repeats)标记的遗传图谱对298个$F_{2:3}$家系进行淀粉含量遗传分析, 定位到5个与淀粉含量相关的QTL (quantitative trait locus), 单个QTL可解释4.14%~7.85%的表型变异。Zhang等[9]以2个优良自交系178和P53为亲本获得了包含498个株系的重组自交系, 构建了包含151个SSR标记的遗传连锁图谱, 在6个环境中共检测到31个与淀粉含量相关的QTL。Wang等[10]在CI7/K22重组自交系群体中检测到6个控制籽粒淀粉含量的QTL, 根据功能注释在QTL区间鉴定出7个候选基因, 其中3个基因编码非淀粉代谢中的酶, 可能间接影响淀粉的生物合成, 另外4个基因为淀粉生物合成调节基因, 这些QTL优异等位变异可以通过分子标记辅助选择引入到现代品种。但利用基于双亲的遗传群体受限于亲本间的遗传差异, 检测出的QTL位点相对较少。

随着下一代测序等技术的发展, 全基因组关联分析(genome-wide association study, GWAS)已经成为解析生物基因型-表型相关性的主要方法, 目前已在水稻、玉米等作物重要性状遗传解析中得到了广泛的应用[11-12]。自玉米自交系B73参考基因组公布以来, 利用GWAS方法进行玉米重要农艺性状遗传解析的研究大幅增加[13]。Cook等[14]利用由25个代表性优良品种与B73杂交所衍生的25个重组自交系(RIL)家系而形成的巢式关联作图(nested association mapping, NAM)群体和282个自交系对玉米籽粒淀粉、蛋白质和脂肪含量进行解析, 共挖掘121个与玉米籽粒淀粉含量相关的显著SNP (single nucleotide polymorphism, SNP)位点, 这是首次利用GWAS方法对玉米籽粒淀粉含量进行遗传解析研究的报道。Liu等[15]利用263个玉米自交系通过GWAS分析检测到4个与玉米籽粒淀粉含量显著相关的SNP位点, 并鉴定出77个候选基因。其中编码ADP葡萄糖焦磷酸化酶小亚基的候选基因*Agps2* (*Zm00001d032385*)被认为是调节籽粒淀粉含量的重要基因。最近, Zheng等[16]利用83,057个SNP标记对由248个自交系组成的群体进行GWAS研究, 得到8个与籽粒淀粉含量显著相关的SNP位点, 候选基因中*Zm00001d039265*、*Zm00001d029164*和*Zm00001d029154*编码β-淀粉酶, 直接参与淀粉合成和多糖的代谢过程; 另有2个候选基因(*Zm00001d051451*和*Zm00001d036996*)编码乙烯反应转录因子(ERF), 推测这2个基因可能通过影响玉米淀粉合成相关酶的活性和基因表达水平来影响淀粉的生物合成[17]。

尽管以上研究已鉴定出一些与玉米籽粒淀粉含量性状相关的QTL和SNP位点, 但目前利用GWAS分析玉米籽粒淀粉含量的研究仍然不多, 同时用于研究的GWAS遗传群体都不是很大, 因此仍需借助遗传背景更丰富的自然群体, 通过GWAS高通量优势挖掘和鉴定玉米籽粒淀粉含量相关重要遗传位点, 进一步解析其遗传机制。本研究以711份来源于不同遗传背景的玉米自交系作为关联群体, 结合覆盖玉米全基因组的2799个SNP标记, 对玉米籽粒淀粉含量性状展开全基因组关联分析, 深入挖掘玉米种质资源中调控玉米籽粒淀粉含量的重要位点和优异等位变异。本研究所筛选SNP位点和候选基因可为进

一步揭示玉米籽粒淀粉含量遗传调控机制、克隆调控玉米籽粒淀粉含量关键基因提供基础, 所鉴定的重要位点优异等位变异可用于玉米籽粒淀粉含量性状分子标记辅助选择育种。

1 材料与方法

1.1 试验材料与田间设计

711份玉米自交系由北京科技大学生物与农业研究中心保存。于2019年种植在海南崖城(YC2019), 2020年种植在北京平谷(PG2020), 采用完全随机区组试验设计, 行长6 m, 行距0.6 m, 每个小区种植2行, 密度75,000株 hm^{-2}, 田间管理条件与当地大田生产管理相同。

1.2 性状测定与数据统计分析

随机收取3个结实良好的果穗分别脱粒, 去除杂质。利用近红外光谱分析仪(NIR DS2500, FOSS公司)对研究材料进行近红外光谱扫描测定玉米籽粒淀粉含量[18-20], 根据仪器内置模型获得湿基淀粉含量(wet-base starch content, WS)和干基淀粉含量(dry-base starch content, DS)数据。湿基计淀粉含量为以玉米籽粒质量为基准计算, 结果记为A%, 水分含量记为B%, 干基计淀粉含量X(%)=A×(100–B) $^{-1}$×100。利用IBM SPSS Statistics 26进行描述性统计量分析, 得到2个环境下玉米籽粒湿基淀粉含量和干基淀粉含量的变异范围、平均值、标准差、变异系数、偏度、峰度和相关性。利用Origin 2017绘制2个环境下湿基和干基淀粉含量的频率分布图。为了消除环境变异对表型值的影响, 利用R语言(https://cran.r-project.org/)中的lme4计算玉米籽粒湿基淀粉含量和干基淀粉含量性状的最佳线性无偏预测值(best linear unbiased prediction, BLUP), 分别得到数据集WSBLUP和DSBLUP, 遗传力(H)计算公式为:

$$H = V_g/(V_g+V_\varepsilon/\iota)V_g$$

式中, V_g遗传方差, V_ε是残差方差, ι是环境个数。

1.3 基因型鉴定分析

每个自交系样品取50~60个单株叶片组成该自交系的混池, 采用改良的CTAB法提取基因组DNA[21]。利用北京市农林科学院玉米研究中心研发的由3072个SNP位点组成的Maize SNP 3072芯片对供试自交系进行基因型检测[22]。iScan芯片扫描仪获取高分辨率图片, 所得数据直接导入GenomeStudio software v2011.1 (Illumina and GoldenGate data)软件获得每个样本的基因型数据。从基因型数据中过滤掉缺失率大于10%和最小基因型频率小于5%的SNP位点, 最终得到2799个高质量SNP位点基因型数据用于后续分析。利用FastTree软件构建系统进化树, 分析711份玉米自交系的遗传多样性。

1.4 全基因组关联分析

分别利用2019年崖城湿基淀粉含量(WSYC2019)、2020年平谷湿基淀粉含量(WSPG2020)、湿基淀粉含量BLUP值(WSBLUP)、2019年崖城干基淀粉含量(DSYC2019)、2020年平谷干基籽粒淀粉含量(DSPG2020)以及干基淀粉含量BLUP值(DSBLUP)作为本研究表型数据, 使用GAPIT工具FarmCPU (Fixed and random model Circulating Probability Unification)模型, 将群体结构作为协变量, 进行SNP标记与籽粒淀粉含量性状的关联分析。根据Bonferroni校正法, P<0.05/2799=1.79E-05, $-\log_{10}(P)$=4.75, 为消除Bonferroni校正过于严格导致的假阴性[11,23], 挖掘更多影响籽粒淀粉含量的候选基因, 结合本研究关联分析结果, 当SNP标记的P<0.001, $-\log_{10}(P)$=3时, 判定其与所研究性状显著关联[24-27]。利用线性回归方法[28]计算显著SNP的表型变异解释率(phenotypic variation explained, PVE)。利用R中CMplot绘制Manhattan图和QQ图。

1.5 候选基因分析

利用TASSEL 5.0计算关联群体的LD (linkage disequilibrium)[29], 取r^2 = 0.2时所对应的基因组物理距离为本群体平均LD衰减距离[30-31]。以玉米自交系B73基因组REFERENCE-GRAMENE-4.0 (MaizeGDB, http://www.maizegdb.org/gbrowse)为参照, 在鉴定候选区间扫描注释基因。借助UniProt数据库(http://www.uniprot.org/)和NCBI数据库(https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi)获取候选基因的注释及功能信息, 借助MaizeGDB对候选基因的转录表达进行分析。在STRING网站数据库(https://cn.string-db.org/)中对候选基因进行基因本体论(gene ontology, GO)分析。

1.6 等位变异分析

利用单因素方差分析比较携带重要SNP位点不同等位变异自交系间的淀粉含量差异, 并利用Origin 2017软件绘制箱线图展示相应等位变异效应。

2 结果与分析

2.1 玉米籽粒淀粉含量统计分析

对玉米籽粒淀粉含量表型数据进行统计分析。

YC2019和PG2020的籽粒湿基淀粉含量平均值分别为66.95%和64.55%, 变异范围为59.66%~71.16%; YC2019和PG2020的籽粒干基淀粉含量平均值分别为72.59%和71.19%, 变异范围为66.40%~75.97% (表1)。不同年份湿基淀粉含量和干基淀粉含量的偏度和峰度的绝对值小于1, 表明这2个性状在不同年份均符合正态分布。各数据集的频率分布直方图进一步表明 WSYC2019 、 WSPG2020 、 DSYC2019 以及DSPG2020基本呈现正态分布, 符合数量性状特征(附图1)。湿基淀粉含量遗传力为0.77, 干基淀粉含量遗传力为0.76, 说明玉米淀粉含量性状主要受基因控制, 同时也受环境因素一定程度的影响。相关性分析显示, 干基和湿基淀粉含量在各个环境间均极显著相关(表2)。

表 1　玉米籽粒淀粉含量数据统计分析
Table 1　**Statistical analysis of maize kernel starch content data**

性状及环境 Trait and environment	变异范围 Range (%)	平均值 Average (%)	标准差 SD	变异系数 CV (%)	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis
WSYC2019	61.46–71.16	66.95	1.62	2.42	–0.40	–0.03
WSPG2020	59.66–68.94	64.55	1.57	2.43	–0.17	–0.29
DSYC2019	68.14–75.97	72.59	1.21	1.67	–0.49	0.64
DSPG2020	66.40–75.22	71.19	1.27	1.78	–0.25	0.14

WSYC2019: 2019年崖城玉米籽粒湿基淀粉含量; WSPG2020: 2020年平谷玉米籽粒湿基淀粉含量; DSYC2019: 2019年崖城玉米籽粒干基淀粉含量; DSPG2020: 2020年平谷玉米籽粒干基淀粉含量。CV: 变异系数; SD: 标准差。
WSYC2019: wet-base starch content of maize kernel from Yacheng in 2019; WSPG2020: wet-base starch content of maize kernel from Pinggu in 2020; DSYC2019: dry-base starch content of maize kernel from Yacheng in 2019; DSPG2020: dry-base starch content of maize kernel from Pinggu in 2020. CV: variable coefficient; SD: standard deviation.

表 2　玉米籽粒淀粉含量数据相关性分析
Table 2　**Correlation analysis of kernel starch content traits in maize**

性状及环境 Trait and environment	相关系数 Correlation coefficient			
	WSYC2019	WSPG2020	DSYC2019	DSPG2020
WSYC2019	1			
WSPG2020	0.627**	1		
DSYC2019	0.804**	0.526**	1	
DSPG2020	0.563**	0.844**	0.610**	1

**: 在 $P < 0.01$ 水平显著。处理缩写同表 1。
**: $P < 0.01$. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

2.2　玉米籽粒淀粉含量全基因组关联分析

利用质控后得到的2799个高质量SNP基因型数据分析711份玉米自交系遗传多样性, 发现本群体材料分为8个类群, 表明具有较高遗传多样性(附图2)。使用GAPIT程序中的FarmCPU模型, 对WSYC2019、WSPG2020、WSBLUP、DSYC2019、DSPG2020以及DSBLUP进行全基因组关联分析, 得到Manhattan图(图1-A)和QQ (quantile quantile)图(图1-B)。以$P < 0.001$作为显著关联的SNP位点筛选阈值, 分别检测到与籽粒淀粉含量显著关联的SNP位点为14、19、15、12、15和19个, 共67个(附表1)。按照染色体分布计算, 在1~10号染色体上分别检测到12、9、5、5、7、9、6、8、4和2个SNP位点。这些位点表型变异解释率(PVE)在0.01%~7.09%之间, 其中PVE为7.09%的位点是位于3号染色体的PZA03527.1。

本研究6次独立关联分析中, 有23个SNP位点被检测到2次及以上, 为本研究所鉴定的高可信度SNP位点(表3), 其中1号染色体SNP标记PZE-101107894被检测到4次, 6号染色体SNP标记PZE-106041751和7号染色体SNP标记SYN17951被检测到3次。有8个SNP位点在WS中检测到2次, 7个SNP位点在DS中检测到2次或2次以上, 8个SNP位点在WS和DS中被同时检测到, 这些位点可能含有控制玉米籽粒淀粉含量较保守的基因。

2.3　候选基因筛选与分析

当$r^2 = 0.2$时, 关联群体平均LD衰减距离约为200 kb (附图3), 与前人多个研究结果较为一致[32-34]。

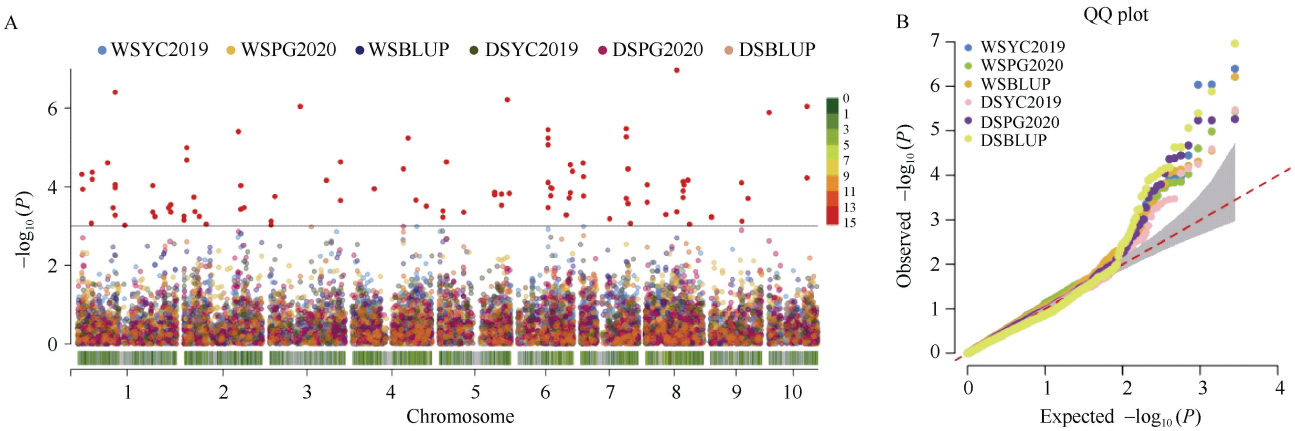


图 1 玉米籽粒淀粉含量全基因组关联分析 Manhattan 图(A)和 QQ 图(B)

Fig. 1 Manhattan-plots (A) and QQ-plots (B) for genome-wide association analysis of maize kernel starch content

WSBLUP 和 DSBLUP 分别表示玉米籽粒湿基和干基淀粉含量最佳线性无偏预测值; Chr 表示染色体。其他处理缩写同表 1。

WSBLUP and DSBLUP represent the best linear unbiased prediction values of maize kernel wet-base and dry-base starch content, respectively; Chr: chromosome. Other abbreviations are the same as those given in Table 1.

以SNP位点上下游各200 kb作为候选区间, 在B73基因组(REFERENCE-GRAMENE-4.0)对67个候选区间进行扫描, 区间内共有562个基因。对于被检测到2次及以上与玉米籽粒淀粉含量显著关联的23个高可信度SNP位点, 根据UniProt和NCBI数据库, 候选区间内有功能注释的基因为136个, 在STRING网站数据库进行GO (gene ontology)分析, 可检索到94个基因, 主要富集于3类生物学过程, 即碳水化合物生物合成、细胞碳水化合物生物合成和细胞多糖生物合成过程(表3)。前人研究表明淀粉合成相关酶类[35]、植物激素[36]、糖类代谢转运[37]、碳水化合物合成代谢[38-39]以及对上述过程起着重要调控作用的转录因子[40-42]都会影响玉米籽粒淀粉含量, 因此首先以基因功能注释和GO分析结果为参考, 筛选与上述代谢过程相关基因作为候选基因; 其次, 若候选区间无相关功能注释基因, 则筛选MaizeGDB数据库玉米自交系B73籽粒特异表达基因作为候选基因。根据以上标准, 共鉴定出45个候选基因(表3)。其中2个位点存在已知功能基因, 即5号染色体标记PZE-105111323候选区间基因*Zm00001d016684* (*Ae1*), 该基因编码淀粉分支酶II (1,4-α-葡聚糖分支酶), 参与碳水化合物代谢、糖原生物合成、淀粉生物合成和淀粉代谢过程[43-45]。9号染色体标记PZE-109003046候选区间基因*Zm00001d044812* (*Pin1*)编码PIN形成蛋白PIN1, 具有生长素外排跨膜转运蛋白活性, 参与生长素激活信号通路及生长素外流、稳态和极性运输[46], 影响玉米胚乳发育[36]。根据GO分析筛选出8个参与上述3个生物学过程的候选基因, 除*Zm00001d016684* (*Ae1*)外, 其余7个基因分别为1号染色体标记PZE-101060842候选区间基因*Zm00001d028737*和PZE-101182888候选区间基因*Zm00001d032577* (*CESA4*); 2号染色体标记SYN4735候选区间基因*Zm00001d002292* (*Gpm461b*); 7号染色体标记SYN34669候选区间基因*Zm00001d018936*和SYN17951候选区间基因*Zm00001d021129*; 8号染色体标记PZE-108005623候选区间基因*Zm00001d008338* (*Trps14*); 9号染色体标记PZE-109003046候选区间基因*Zm00001d044813* (*Gpm441*) (表3)。

根据基因功能注释筛选到3个编码具有糖基转移酶活性相关蛋白的候选基因, 分别为2号染色体标记PZE-102000560候选区间基因*Zm00001d001785*和*Zm00001d001791*; 8号染色体标记SYN21795候选区间基因*Zm00001d010487* (表3)。筛选到3个与植物激素相关的候选基因, 除已知功能的基因*Zm00001d044812* (*Pin1*)外, 其余2个基因分别为1号染色体标记PZE-101107894候选区间基因*Zm00001d030236*和3号染色体标记PZE-103165581候选区间基因*Zm00001d044083* (*Pin10*) (表3)。筛选到8个编码具有转录因子功能的候选基因, 分别为1号染色体标记PZE-101182888候选区间基因*Zm00001d032578* (*Dof13*)和标记PZE-101233856候选区间基因*Zm00001d034212* (*Hb8*); 2号染色体标记SYN4735候选区间基因*Zm00001d002285* (*NAC22*)和*Zm00001d002288* (*bHLH148*); 3号染色体标记PZA03527.1候选区间基因*Zm00001d039475* (*Mybr22*)和标记PZE-103165581候选区间基因*Zm00001d044081* (*Hb46*); 6号染色体标记SYN4194候选区间基因*Zm00001d038693* (*Dof10*)及10号染色体标记PZE-110061626候选区间基因*Zm00001d025409*

(*Ereb21*) (表3)。7个SNP位点尚未发现与已报道籽粒淀粉含量相关的基因，但其候选区间内存在一些基因在籽粒胚乳发育过程中高表达，如5号染色体标记PZE-105024985候选区间基因*Zm00001d013507*编码70 kDa叶绿体热休克蛋白6 (Heat shock 70 kD protein 6 chloroplastic)，在授粉后14~16 d的胚乳中表达量较高[47]；8号染色体标记PZE-108053763候选区间基因*Zm00001d010056* (*Pro1*)编码脯氨酸响应相关蛋白1，在授粉后12 d的胚乳和发芽2 d后的种子中特异性表达，这些基因可能对玉米籽粒淀粉含量有潜在影响。

2.4　等位变异效应分析

23个高可信度SNP位点的PVE在0.03%~7.09%之间，定义PVE > 5%的位点为主效SNP位点，共鉴定出9个主效SNP位点，分别为PZA03527.1 (7.09%)、PZE-106041753 (6.56%)、PZE-106041751 (6.34%)、PZE-103165581 (5.86%)、SYN21795 (5.59%)、SYN17951 (5.55%)、SYN34669 (5.43%)、SYN4735 (5.08%)和PZE-101182888 (5.05%)。表型数据分析发现，每个主效SNP位点不同等位变异自交系间在所检测4个玉米籽粒淀粉含量数据集的差异均达到显著或极显著水平(图2)。如PZA03527.1位点AA基因型可使籽粒WS和DS分别升高0.59%~0.85%和0.33%~0.71%，因此鉴定AA为优异等位变异。PZE-106041753位点GG基因型可使籽粒WS和DS分别升高0.68%~0.78%和0.31%~0.66%，因此GG为优异等位变异。PZE-106041751位点CC基因型可使籽粒WS和DS分别升高0.71%~0.80%和0.32%~0.66%，因此CC为优异等位变异。PZE-103165581位点AA基因型可使籽粒WS和DS分别升高0.52%~0.77%和0.40%~0.72%，

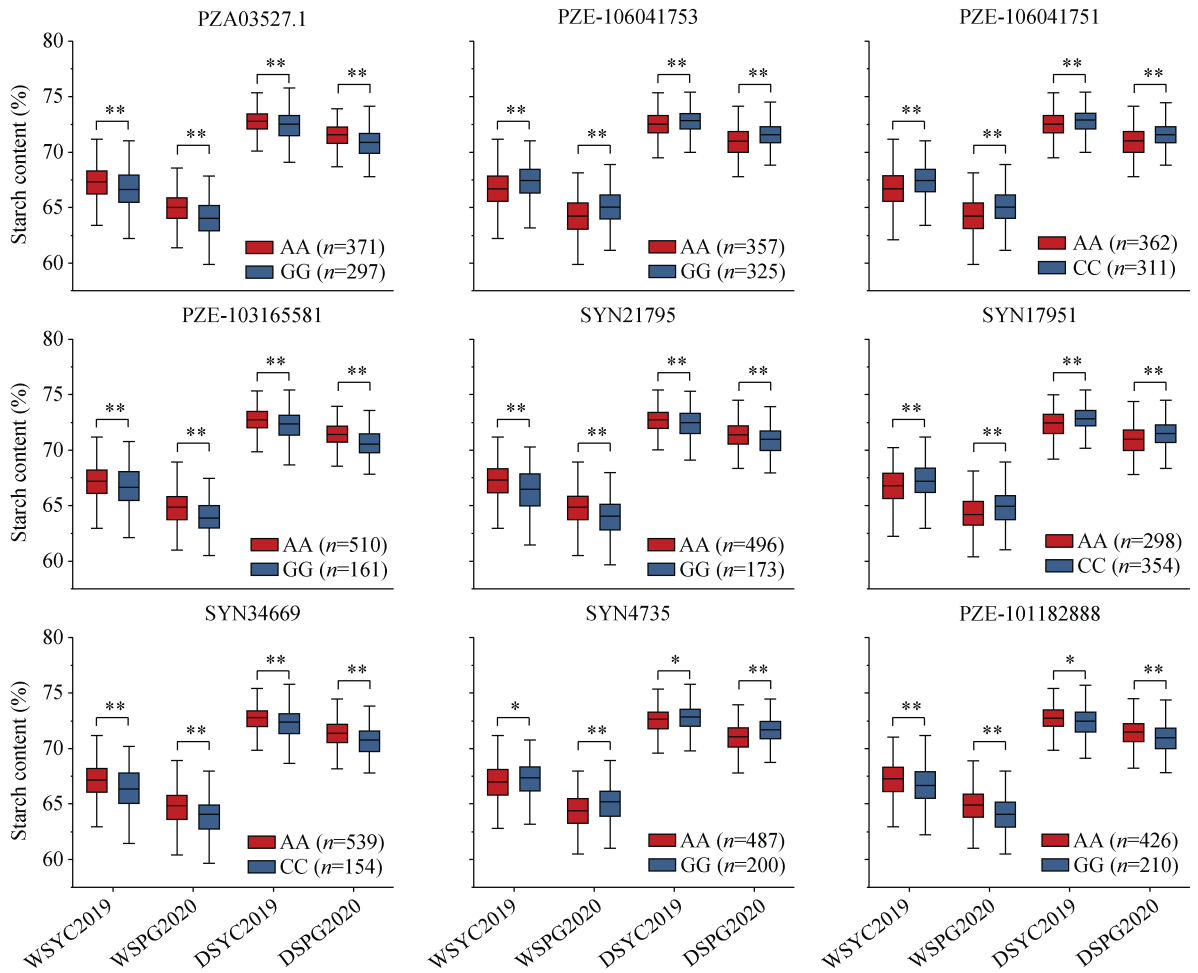


图 2　玉米籽粒淀粉含量主效 SNP 位点等位变异效应分析

Fig. 2　Genetic effect analysis of the major SNPs associated with starch content in maize kernels

*和**分别表示 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平显著。*n* 为样本量。其他处理缩写同表 1。

* and ** indicate significance difference at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively. *n* represents sample size. Other abbreviations are the same as those given in Table 1.

表 3　玉米籽粒淀粉含量显著相关 SNP 和候选基因功能注释

Table 3　Summary of the significantly associated SNPs with maize kernel starch content and annotation of the candidate genes

关联位点 Associated SNP	染色体 Chr.	位置 Position (bp)	*P* 值 *P*-value	表型变异率 PVE (%)	性状及环境 Trait and environment	候选基因 Candidate gene ID	基因名 Gene name	功能注释 Gene annotation	GO 术语 GO term ID
PZE-101060842	1	44,730,532	4.27E-05	2.89	E, F*	*Zm00001d028735*	*Imd1*	Isopropylmalate dehydrogenase1	
						Zm00001d028737		Glucuronoxylan 4-O-methyltransferase 2	GO:0016051 GO:0034637 GO:0033692
PZE-101107894	1	115,245,510	4.01E-07	2.86	A, C, D, F	*Zm00001d030236*		Gibberellin-regulated protein 12	
PZE-101182888	1	231,208,427	9.34E-05	5.05	B, C	*Zm00001d032577*	*CESA4*	CESA4 (CELLULOSE SYNTHASE A4)	GO:0016051 GO:0034637 GO:0033692
						Zm00001d032578	*Dof13*	C2C2-Dof-transcription factor 13	
PZE-101233856	1	286,821,902	2.85E-04	3.93	B, C	*Zm00001d034212*	*Hb8*	Homeobox-transcription factor 8	
PZE-102000560	2	837,383	5.60E-04	0.11	B, C	*Zm00001d001785*		C2 calcium/lipid-binding plant phosphoribosyltransferase family protein	
						Zm00001d001791		Glucan endo-1,3-beta-D-glucosidase	
SYN4735	2	9,618,618	1.02E-05	5.08	B, E	*Zm00001d002285*	*NAC22*	NAC-transcription factor 22	
						Zm00001d002288	*bHLH148*	bHLH-transcription factor 148	
						Zm00001d002292	*Gpm461b*	NAD(P)-binding Rossmann-fold superfamily protein	GO:0016051 GO:0034637 GO:0033692
PZE-102123716	2	176,643,239	9.36E-05	2.66	D, F	*Zm00001d005502*		Protein SMG7	
						Zm00001d005506			
PZA03527.1	3	5,148,837	7.57E-04	7.09	B, C	*Zm00001d039469*	*Traf21*	TNF receptor-associated factor 21	
						Zm00001d039475	*Mybr22*	MYB-related-transcription factor 22	
PZE-103165581	3	218,640,885	2.34E-05	5.86	E, F	*Zm00001d044081*	*Hb46*	Homeobox-transcription factor 46	
						Zm00001d044083	*Pin10*	PIN-formed protein10	
						Zm00001d044086		Nucleic acid-binding OB-fold-like protein	
PZE-105024985	5	12,912,185	4.13E-04	2.10	B, F	*Zm00001d013500*		C2H2-type domain-containing protein	
						Zm00001d013507		Heat shock 70 kD protein 6 chloroplastic	
PZE-105111323	5	172,217,865	1.39E-04	2.36	B, E	*Zm00001d016674*	*HSF6*	HSF-transcription factor 6	
						Zm00001d016675	*CTR1*	Constitutive triple response1	
						Zm00001d016684	*Ae1*	Amylose extender1	GO:0016051 GO:0034637 GO:0033692

(续表 3)

关联位点 Associated SNP	染色体 Chr.	位置 Position (bp)	*P* 值 *P*-value	表型变异率 PVE (%)	性状及环境 Trait and environment	候选基因 Candidate gene ID	基因名 Gene name	功能注释 Gene annotation	GO 术语 GO term ID
PZE-105132778	5	194,317,312	1.53E-04	0.96	C, F	*Zm00001d017391*		Axial regulator YABBY 1	
PZE-106041751	6	93,712,294	3.59E-06	6.34	B, D, F	*Zm00001d036583*		BEACH domain-containing protein C2	
PZE-106041753	6	93,713,273	5.79E-06	6.56	C, E	*Zm00001d036583*		BEACH domain-containing protein C2	
SYN4194	6	162,814,863	2.76E-05	2.98	B, C	*Zm00001d038693*	*Dof10*	C2C2-Dof-transcription factor 10	
						Zm00001d038699		O-methyltransferase ZRP4	
SYN34669	7	9,820,060	5.57E-05	5.43	D, E	*Zm00001d018936*		Ribose-5-phosphate isomerase	GO:0016051
						Zm00001d018937		MMS19 nucleotide excision repair protein	
						Zm00001d018941	*HSF4*	HSF-transcription factor 4	
SYN17951	7	143,619,654	3.39E-06	5.55	D, E, F	*Zm00001d021129*		Alpha-(14)-fucosyltransferase	GO:0016051 GO:0034637 GO:0033692
						Zm00001d021130			
						Zm00001d021135	*Pebp24*	Phosphatidylethanolamine-binding protein 24	
						Zm00001d021136	*PTI3*	Like tyrosine-protein kinase 3	
PZE-107088998	7	148,971,333	3.54E-05	0.10	E, F	*Zm00001d021325*		L-Aspartase-like family protein	
PZE-108005623	8	5,939,105	8.88E-05	3.99	A, D	*Zm00001d008338*	*Trps14*	Trehalose-6-phosphate synthase14	GO:0016051 GO:0034637
						Zm00001d008345		Importin subunit alpha	
PZE-108053763	8	97,541,328	1.09E-07	0.03	D, F	*Zm00001d010056*		Delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthase	
						Zm00001d010059		KH domain-containing protein	
SYN21795	8	117,579,482	7.45E-05	5.59	B, C	*Zm00001d010487*		UDP-glycosyltransferase 88A1	
						Zm00001d010490		CW-type Zinc Finger	
PZE-109003046	9	3,291,982	5.83E-04	1.73	B, C	*Zm00001d044812*	*Pin1*	PIN-formed protein1	
						Zm00001d044813	*Gpm441*	Putative fructokinase-6 chloroplastic	GO:0016051 GO:0034637 GO:0033692
PZE-110061626	10	117,865,752	9.07E-07	0.67	A, C	*Zm00001d025409*	*Ereb21*	Putative AP2/EREBP transcription factor superfamily protein	
						Zm00001d025412		Nicotinate phosphoribosyltransferase	

*: A~F 分别表示 WSYC2019、WSPG2020、WSBLUP、DSYC2019、DSPG2020 和 DSBLUP; PVE 表示表型解释率。其他处理缩写同表 1 和图 1。

*: A–F represent WSYC2019, WSPG2020, WSBLUP, DSYC2019, DSPG2020, and DSBLUP, respectively. PVE: phenotypic variation explained. Other abbreviations are the same as those given in Table 1 and Fig. 1.

因此 AA 为优异等位变异。SYN21795 位点 AA 基因型可使籽粒 WS 和 DS 分别升高 0.76%~0.82%和 0.29%~0.51%, 因此 AA 为优异等位变异。SYN17951 位点 CC 基因型可使籽粒 WS 和 DS 分别升高 0.54%~0.63%和 0.51%~0.55%, 因此 CC 为优异等位变异。SYN34669 位点 AA 基因型可使籽粒 WS 和 DS 分别升高 0.76%~0.77%和 0.48%~0.72%, 因此 AA 为优异等位变异。SYN4735 位点 GG 基因型可使籽粒 WS 和 DS 分别升高 0.30%~0.66%和 0.21%~0.63%, 因此 GG 为优异等位变异。PZE-101182888 位点 AA 基因型可使籽粒 WS 和 DS 分别升高 0.50%~0.76%和 0.26%~0.45%, 因此 AA 为优异等位变异。由此, 本研究所挖掘的主效 SNP 位点对玉米籽粒淀粉含量均具有显著调控作用, 是玉米籽粒淀粉含量遗传改良的重要靶点。

3 讨论

3.1 玉米籽粒淀粉含量全基因组关联分析定位比较分析

本研究以 711 份玉米自交系作为关联群体, 结合覆盖玉米全基因的 2799 个 SNP 标记, 利用 FarmCPU 模型对 6 个环境的玉米籽粒淀粉含量值分别进行全基因组关联分析, 以 $P < 0.001$ 作为显著关联阈值, 共鉴定出 67 个 SNP 位点, 其中 2 号染色体标记 PZE-102131295 和 5 号染色体标记 SYN27691 分别被关联到 1 次(附表 1), 但与 2021 年 Hu 等[48]鉴定位点所在区间相吻合。

分析关联到 2 次及以上的 23 个高可信度 SNP 位点, 其中有 20 个 SNP 位点与前人的研究结果较为一致。17 个 SNP 位点位于前人利用连锁分析所鉴定的玉米籽粒淀粉含量 QTL 内, 分别为 1 号染色体 SNP 标记 PZE-101060842、PZE-101182888、2 号染色体 SNP 标记 PZE-102000560、PZE-102123716、3 号染色体 SNP 标记 PZA03527.1、PZE-103165581、5 号染色体 SNP 标记 PZE-105024985、PZE-105111323、PZE-105132778、6 号染色体 SNP 标记 PZE-106041751、PZE-106041753、SYN4194、7 号染色体 SNP 标记 SYN17951、PZE-107088998、8 号染色体 SNP 标记 PZE-108053763、SYN21795 和 10 号染色体上的 SNP 标记 PZE-110061626[8-9,48-59]。有 7 个 SNP 位点位于前人利用 GWAS 所鉴定玉米籽粒淀粉含量显著相关 SNP 位点 1 Mb 区间, 分别为 1 号染色体 SNP 标记 PZE-101060842、2 号染色体 SNP 标记 PZE-102000560、SYN4735、3 号染色体 SNP 标记 PZA03527.1、5 号染色体 SNP 标记 PZE-105024985、8 号染色体 SNP 标记 PZE-108005623 和 9 号染色体 SNP 标记 PZE-109003046[14,16,48,60]。4 个 SNP 标记位点, 即 1 号染色体 SNP 标记 PZE-101060842、2 号染色体 SNP 标记 PZE-102000560、3 号染色体 SNP 标记 PZA03527.1 和 5 号染色体 SNP 标记 PZE-105024985 同时位于前人鉴定的玉米籽粒淀粉含量 QTL 和 SNP 位点。在前期研究中, 我们通过系统总结国内外玉米籽粒淀粉含量遗传定位研究进展, 鉴定出了可被不同独立研究同时定位或关联的 QTL 和 SNP 热点区间[61]。我们发现上述 23 个 SNP 位点中, 有 8 个位点位于我们之前研究总结的热点区间, 其中 5 号染色体 SNP 标记 PZE-105132778 和 8 号染色体 SNP 标记 SYN21795 在所鉴定 QTL 热点区间内, 2 号染色体 SNP 标记 PZE-102000560 和 SYN4735、3 号染色体 SNP 标记 PZA03527.1、5 号染色体 SNP 标记 PZE-105024985、8 号染色体 SNP 标记 PZE-108005623 和 9 号染色体 SNP 标记 PZE-109003046 在所鉴定 SNP 热点区间内[61]。本研究关联到这些籽粒淀粉性状定位的热点区间, 进一步说明这些位点存在调控玉米籽粒淀粉含量的重要基因, 是基因克隆研究的重点区域。我们同时对表型效应较大的主效 SNP 位点进行深入分析, 发现所鉴定主效 SNP 位点优异等位变异对玉米籽粒淀粉含量均具有显著调控作用, 表明这些遗传位点具有较大应用潜力, 是玉米籽粒淀粉含量遗传改良的重要靶点。

3 个高可信度 SNP 位点为本研究首次发现与玉米籽粒淀粉含量相关, 分别为 1 号染色体标记 PZE-101107894、PZE-101233856 和 7 号染色体标记 SYN34669, 这些位点尚未被其他研究发现与籽粒淀粉含量相关, 可为进一步解析玉米籽粒淀粉含量遗传机制提供新的遗传位点。

3.2 候选基因比较分析

67 个与玉米籽粒淀粉含量显著相关的 SNP 位点上下游 200 Kb 候选区间内, 存在 5 个已被证明与籽粒淀粉含量或籽粒发育相关的基因, 分别为 *Ae1*、*SS2b-2*、*Pdk1*、 *Pin1* 和 *Pin2*。*SS2b-2* 编码淀粉合成酶, 在玉米根、叶和发育早期的胚乳中表达, 参与淀粉生物合成[62]; *Ae1* 编码淀粉分支酶 II, 在授粉后 20 d 的胚乳中表达, *ae1* 突变体的成熟胚乳中直链淀粉含量增高[43], *ae1*/*wx1* 双突变体表现出与 *sh2* 突变体相同的籽粒皱缩表型[63]; *Pdk1* 编码丙酮酸正磷酸

二激酶(PPDK), 在籽粒灌浆期的胚乳中表达, *pdk1/pdk2* 转基因沉默株系的胚乳中多个糖酵解中间体浓度升高、淀粉粒变小、数量增多、籽粒硬度降低[64]; *Pin1* 和 *Pin2* 分别编码 PIN 形成蛋白 PIN1 和 PIN2, 双受精作用发生后, *Pin1* 基因在胚乳中迅速表达, PIN1 介导玉米籽粒生长素转运, 通过影响生长素的分布和玉米籽粒组织分化从而对籽粒生长发育和淀粉积累进行调控, PIN2 则在分生组织功能中发挥基础性作用[36]。所关联区间存在调控籽粒淀粉含量已知基因, 表明本研究关联分析结果较为可靠。

对本研究挖掘的 23 个高可信度 SNP 位点上下游 200 kb 的候选区间进行扫描, 根据基因功能注释、GO 分析及籽粒胚乳动态发育转录组分析, 鉴定到 45 个可能参与淀粉代谢、碳水化合物代谢、糖代谢、激素代谢和转录调控的候选基因。在与前人鉴定位点较为一致的 20 个高可信度 SNP 候选基因中, 除已知基因 *Ae1* 和 *Pin1* 外, 1 号染色体 SNP 标记 PZE-101060842 候选基因 *Zm00001d028737* 功能注释为编码葡糖醛酸木聚糖 4-O-甲基转移酶 2, 具有甲基转移酶活性, GO 分析结果显示其参与碳水化合物生物合成过程、细胞碳水化合物生物合成过程和细胞多糖生物合成过程(表 3), 这类蛋白可通过调控糖类合成、分解及转运等过程影响玉米籽粒淀粉的合成[37-39]。1 号染色体标记 PZE-101182888 候选基因 *Zm00001d032578* 和 6 号染色体标记 SYN4194 候选基因 *Zm00001d038693* 功能注释其分别编码 DOF 类转录因子 DOF13 和 DOF10 (表 3), DOF 转录因子家族是一类植物特异性转录因子, 广泛参与植物生长、发育、信号转导以及对生物和非生物胁迫反应[65], 该类转录因子的成员 PBF、DOF3 和 DOF36 已被证明调控玉米籽粒淀粉的积累[40,66-67], 该家族多数成员在其启动子具有胚乳特异基因表达顺式作用元件[68], 可能在胚乳发育中发挥重要功能。2 号染色体标记 SYN4735 候选基因 *Zm00001d002285* 功能注释其编码 NAC 类转录因子 NAC22 (表 3), NAC 转录因子家族是一种植物特异性转录因子, 调控植物多个发育过程[69], NAC36、NAC34、NAC128 和 NAC130 已被证明参与籽粒淀粉合成调控[70-72], 推测 NAC22 可能具有相似功能。5 号染色体标记 PZE-105024985 候选基因 *Zm00001d013507* 编码 70 kD 热休克蛋白 6 (Heat shock 70 kD protein 6 chloroplastic), 在授粉后 14~16 d 的胚乳中高表达[47], 基因功能注释其与 ATP 结合有关, 推测其可能具有间接影响玉米籽粒淀粉积累的作用。8 号染色体 SNP 标记 PZE-108005623 候选基因 *Zm00001d008338* (*Trps14*)编码海藻糖-6-磷酸合酶 14, 基因功能注释其参与海藻糖生物合成过程, Trps14 可能通过影响 ADP-葡萄糖焦磷酸化酶而对糖代谢和淀粉合成具有重要的调控作用[73]。9 号染色体 SNP 标记 PZE-109003046 候选基因为 *Zm00001d044813* (*Gpm441*), UniProt 数据库基因注释显示该基因编码叶绿体果糖激酶 6, 参与脂肪酸生物合成过程、果糖代谢过程和淀粉生物合成过程, 同时该基因也在玉米胚乳发育的过程中表达, 因此推测该基因可能也是影响玉米籽粒淀粉含量的候选基因。通过本研究首次发现的与玉米籽粒淀粉含量相关的 3 个显著位点中, 1 号染色体标记 PZE-101107894 候选区间基因 *Zm00001d030236* 编码赤霉素调节蛋白 12, 在授粉后 6~10 d 的发育籽粒中有表达[74], 推测其可能通过激素影响籽粒发育, 从而影响籽粒淀粉积累。7 号染色体标记 SYN34669 候选区间基因 *Zm00001d018936* 编码 5-磷酸核糖异构酶, GO 分析结果显示其参与碳水化合物生物合成过程、细胞碳水化合物生物合成过程和细胞多糖生物合成过程(表 3), 基因功能注释表明该蛋白参与戊糖磷酸途径中由 D-核酮糖 5-磷酸合成 D-核糖 5-磷酸的过程。这些玉米籽粒淀粉含量重要候选基因的鉴定可为下一步基因精细定位和克隆提供有效信息, 为解析玉米籽粒淀粉含量遗传机理提供研究基础。

4　结论

本研究鉴定出67个与玉米籽粒淀粉含量显著关联的 SNP 位点, 其中包含23个可在2个及以上环境检测到的高可信度 SNP 位点(表3和附表1)。20个高可信度 SNP 位点与前人研究结果相吻合, 且有8个位点位于我们之前研究总结的热点区间[61], 这些位点可以在不同环境、利用不同群体和分析方法重复检测到, 可能为调控玉米籽粒淀粉含量的重要遗传位点。同时, 23个高可信度 SNP 位点中3个位点为本研究所鉴定新位点, 其中 SYN34669位点 AA 基因型材料籽粒 WS 和 DS 在2个环境中均显著升高(图2), 表明该位点具有较大潜在利用价值, 但是这些位点的遗传稳定性仍需更多实验验证。进一步鉴定出45个与玉米籽粒淀粉含量相关的候选基因, 相关候选基因可能通过参与细胞碳水化合物生物合成过程以及转录调控对玉米籽粒淀粉含量产生影响。综上,

本研究结果可进一步揭示玉米籽粒淀粉含量遗传调控机制, 并为克隆调控玉米籽粒淀粉含量的关键基因、加速高淀粉含量玉米新品种的选育提供参考依据。

附图和附表 请见网络版: 1) 本刊网站 http://zwxb.chinacrops.org/; 2) 中国知网 http://www.cnki.net/; 3) 万方数据 http://c.wanfangdata.com.cn/Periodical-zuowxb.aspx。

References

[1] Downs S M, Anne M T, Suparna G J, Leeder S R. Aligning food-processing policies to promote healthier fat consumption in India. *Health Promot Int*, 2015, 30: 595–605.

[2] 张海林, 高旺盛, 陈阜, 朱文珊. 保护性耕作研究现状, 发展趋势及对策. 中国农业大学学报, 2005, 10(1): 16–20.
Zhang H L, Gao W S, Chen F, Zhu W S. Prospects and present situation of conservation tillage. *J Chin Agric Univ*, 2005, 10(1): 16–20 (in Chinese with English abstract).

[3] 张岚, 胡春辉, 张龙, 李鑫宇, 朱赛岚, 刘真真, 高洁, 张桂芳, 李玉玲. 不同来源玉米自交系籽粒品质性状及其相关分析. 中国农学通报, 2018, 34(12): 23–29.
Zhang L, Hu C H, Zhang L, Li X Y, Zhu S L, Liu Z Z, Gao J, Zhang G F, Li Y L. Grain quality traits and their correlations of maize inbred lines with different resources. *Chin Agric Sci Bull*, 2018, 34(12): 23–29 (in Chinese with English abstract).

[4] 曹永国, 孔繁玲, 宋同明. 高油玉米基础群体选择效果的评价及选择方法. 中国农业大学学报, 1999, 4(1): 83–89.
Cao Y G, Kong F L, Song T M. Effects of population improvement of BHO for high oil content maize and selection method evaluation. *J Chin Agric Univ*, 1999, 4(1): 83–89 (in Chinese with English abstract).

[5] 兰海, 谭登峰, 高世斌, 唐祈林, 曹墨菊, 潘光堂, 荣廷昭. 普通玉米主要营养品质性状的遗传效应分析. 作物学报, 2006, 32: 716–722.
Lan H, Tan D F, Gao S B, Tang Q L, Cao M J, Pan G T, Rong T Z. Genetic analysis of main nutrient quality characters in normal maize. *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 716–722 (in Chinese with English abstract).

[6] 刘新香, 库丽霞, 吴连成, 王付娟, 杨铭波, 陈彦惠. 玉米籽粒淀粉含量的遗传效应分析. 玉米籽粒淀粉含量的遗传效应分析. 河南农业科学, 2008, (2): 25–28.
Liu X X, Ku L X, Wu L C, Wang F J, Yang M B, Chen Y H. Genetic analysis of seed starch content in maize. *J Henan Agric Sci*, 2008, (2): 25–28 (in Chinese with English abstract).

[7] 朱保侠, 裴玉贺, 郭新梅, 李玉冰, 宋希云. 玉米籽粒淀粉含量的遗传效应分析. 东北农业大学学报, 2012, 43(10): 115–119.
Zhu B X, Pei Y H, Guo X M, Li Y B, Song X Y. Genetic effect analysis of starch content on maize kernels. *J Northeast Agric Univ*, 2012, 43(10): 115–119 (in Chinese with English abstract).

[8] Zhang J, Lu X Q, Song X F, Yan J B, Song T M, Dai J R, Rocheford T, Li J S. Mapping quantitative trait loci for oil, starch, and protein concentrations in grain with high-oil maize by SSR markers. *Euphytica*, 2008, 162: 335–344.

[9] Zhang H D, Jin T T, Huang Y Q, Chen J T, Zhu L Y, Zhao Y F, Guo J J. Identification of quantitative trait loci underlying the protein, oil and starch contents of maize in multiple environments. *Euphytica*, 2015, 205: 169–183.

[10] Wang T T, Wang M, Hu S T, Xiao Y N, Tong H, Pan Q C, Xue J Q, Yan J B, Li J S, Yang X H. Genetic basis of maize kernel starch content revealed by high-density single nucleotide polymorphism markers in a recombinant inbred line population. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 288.

[11] Wang M, Yan J B, Zhao J R, Song W, Zhang X B, Xiao Y N, Zheng Y L. Genome-wide association study (GWAS) of resistance to head smut in maize. *Plant Sci*, 2012, 196: 125–131.

[12] Li H, Peng Z Y, Yang X H, Wang W D, Fu J J, Wang J H, Han Y J, Chai Y C, Guo T T, Yang N, Liu J, Warburton M, Cheng Y B, Hao X M, Zhang P, Zhao J Y, Liu Y J, Wang G Y, Li J S, Yan J B. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels. *Nat Genet*, 2013, 45: 43–50.

[13] Xiao Y J, Liu H J, Wu L J, Warburton M, Yan J B. Genome-wide association studies in maize: praise and stargaze. *Mol Plant*, 2017, 10: 359–374.

[14] Cook J P, McMullen M D, Holland J B, Tian F, Bradbury P, Ross-Ibarra J, Buckler E S, Flint-Garcia S A. Genetic architecture of maize kernel composition in the nested association mapping and inbred association panels. *Plant Physiol*, 2012, 158: 824–834.

[15] Liu N, Xue Y D, Guo Z Y, Li W, Tang J. Genome-wide association study identifies candidate genes for starch content regulation in maize kernels. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1046–1053.

[16] Zheng Y X, Yuan F, Huang Y Q, Zhao Y, Guo J. Genome-wide association studies of grain quality traits in maize. *Sci Rep*, 2021, 11: 9797–9808.

[17] Rong W, Qi L, Wang A Y, Ye X G, Du L P, Liang H X, Xin Z Y, Zhang Z Y. The ERF transcription factor TaERF3 promotes tolerance to salt and drought stresses in wheat. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12: 468–479.

[18] 代立刚, 何煜, 王浩, 李昊, 刘景圣. 谷物中总淀粉含量的测定方法. 中国食物与营养, 2013, 19(6): 38–42.
Dai L G, He Y, Wang H, Li H, Liu J S. Determination methods of total starch content in grain. *Food Nutr China*, 2013, 19(6): 38–42 (in Chinese with English abstract).

[19] 严衍禄, 张录达, 陈斌, 周学秋, 朱大洲, 安冬, 闵顺耕. 近红外光谱分析在农业领域应用中的几个问题. 现代仪器, 2011, 17(5): 5–8.
Yan Y L, Zhang L D, Chen B, Zhou X Q, Zhu D Z, An D, Min S G. Several issues of NIR spectroscopy analysis in agriculture applications. *Mod Instrum*, 2011, 17(5): 5–8 (in Chinese with English abstract).

[20] 檀其梅, 周杰. 近红外光谱分析与传统方法检测玉米中营养成分的比较. 饲料工业, 2007, (23): 40–41.
Tan Q M, Zhou J. Comparison of near infrared spectroscopy and traditional methods in detecting nutritional components in maize. *Feed Indus*, 2007, (23): 40–41 (in Chinese).

[21] Saghai-Maroof M A, Soliman K M, Jorgensen R A, Allard R W. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1984, 81: 8014–8018.

[22] 赵久然, 李春辉, 宋伟, 王元东, 张如养, 王继东, 王凤格, 田

红丽, 王蕊. 基于 SNP 芯片揭示中国玉米育种种质的遗传多样性与群体遗传结构. 中国农业科学, 2018, 51: 626–644.
Zhao J R, Li C H, Song W, Wang D Y, Zhang R Y, Wang J D, Wang F G, Tian H L, Wang R. Genetic diversity and population structure of important Chinese maize breeding germplasm revealed by SNP-chips. *Sci Agric Sin*, 2018, 51: 626–644 (in Chinese with English abstract).

[23] 贺建波, 刘方东, 邢光南, 王吴彬, 赵团结, 管荣展, 盖钧镒. 限制性两阶段多位点全基因组关联分析方法的特点与计算程序. 作物学报, 2018, 44: 1274–1289.
He J B, Liu F D, Xing G N, Wang W B, Zhao T J, Guan R Z, Gai J Y. Characterization and analytical programs of the restricted two-stage multi-locus genome-wide association analysis. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1274–1289 (in Chinese with English abstract).

[24] 邱先进, 袁志华, 陈凯, 杜斌, 何文静, 杨隆维, 徐建龙, 邢丹英, 吕文恺. 用全基因组关联分析解析籼稻垩白的遗传基础. 作物学报, 2015, 41: 1007–1016.
Qiu X J, Yuan Z H, Chen K, Du B, He W J, Yang L W, Xu J L, Xing D Y, Lyu W K. Genetic dissection of grain chalkiness in Indica mini-core germplasm using genome-wide association method. *Acta Agron Sin*, 2015, 41: 1007–1016 (in Chinese with English abstract).

[25] 翟俊鹏, 李海霞, 毕惠惠, 周思远, 罗肖艳, 陈树林, 程西永, 许海霞. 普通小麦主要农艺性状的全基因组关联分析. 作物学报, 2019, 45: 1488–1502.
Zhai J P, Li H X, Bi H H, Zhou S Y, Luo X Y, Chen S L, Cheng X Y, Xu H X. Genome-wide association study for main agronomic traits in common wheat. *Acta Agron Sin*, 2019, 45: 1488–1502 (in Chinese with English abstract).

[26] 徐运林, 房浩, 周柏宇, 易月明, 王长进, 程昕昕, 余海兵. 甜玉米种质资源种子性状全基因组关联分析. 江苏农业学报, 2021, 37: 289–295.
Xu Y L, Fang H, Zhou B Y, Yi Y M, Wang C J, Cheng X X, Yu H B. Genome-wide association study of grain traits of sweet maize germplasm resources. *Jiangsu J Agric Sci*, 2021, 37: 289–295 (in Chinese with English abstract).

[27] 谢磊, 任毅, 张新忠, 王继庆, 张志辉, 石书兵, 耿洪伟. 小麦穗发芽性状的全基因组关联分析. 作物学报, 2021, 47: 1891–1902.
Xie L, Ren Y, Zhang X Z, Wang J Q, Zhang Z H, Shi S B, Geng H W. Genome-wide association study of pre-harvest sprouting traits in wheat. *Acta Agron Sin*, 2021, 47: 1891–1902 (in Chinese with English abstract).

[28] Pandis N. Linear regression. *Am J Orthod Dentofacial Orthop*, 2016, 149: 431–434.

[29] 袁亮, 孟鑫, 汪亚龙, 廖长见, 李高科, 吕桂华, 宋军, 邱正高, 林海建. 镉胁迫下甜、糯玉米开花期性状的全基因组关联分析. 植物遗传资源学报, 2021, 22: 438–447.
Yuan L, Meng X, Wang Y L, Liao C J, Li G K, Lyu G H, Song J, Qiu Z G, Lin H J. Genome wide association analysis of flowering traits in sweet and waxy maize under cadmium stress. *J Plant Genet Res*, 2021, 22: 438–447 (in Chinese with English abstract).

[30] Ertiro BT, Labuschagne M, Olsen M, Das B, Prasanna BM, Gowda M. Genetic dissection of nitrogen use efficiency in tropical maize through genome-wide association and genomic prediction. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 474.

[31] Zhu C, Gore M, Buckler E S, Yu J M. Status and prospects of association mapping in plants. *Plant Genome*, 2008, 1: 5–20.

[32] An Y X, Chen L, Li Y X, Li C H, Shi Y S, Zhang D F, Li Y, Wang T Y. Genome-wide association studies and whole-genome prediction reveal the genetic architecture of KRN in maize. *BMC Plant Biol*, 2020, 20: 490–511.

[33] Zhang Y, Wan J Y, He L, Lan H, Li L J. Genome-wide association analysis of plant height using the maize F_1 population. *Plants*, 2019, 8: 432–441.

[34] 渠建洲, 冯文豪, 张兴华, 徐淑兔, 薛吉全. 基于全基因组关联分析解析玉米籽粒大小的遗传结构. 作物学报, 2022, 48: 304–319.
Qu J Z, Feng W H, Zhang X H, Xu S T, Xue J Q. Dissecting the genetic architecture of maize kernel size based on genome-wide association study. *Acta Agron Sin*, 2022, 48: 304–319 (in Chinese with English abstract).

[35] Pfister B, Zeeman S C. Formation of starch in plant cells. *Cell Mol Life Sci*, 2016, 73: 2781–2807.

[36] Forestan C, Meda S, Varotto S. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development. *Plant Physiol*, 2010, 152: 1373–1390.

[37] Glawischnig E, Gierl A, Tomas A, Bacher A, Eisenreich W. Starch biosynthesis and intermediary metabolism in maize kernels. Quantitative analysis of metabolite flux by nuclear magnetic resonance. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1717–1727.

[38] Beloff-Chain A, Pocchiari F. Carbohydrate metabolism. *Ann Rev Biochem*, 1960, 29: 295–346.

[39] Spielbauer G, Margl L, Hannah L C, Römisch W, Ettenhuber C, Bacher A, Gierl A, Eisenreich W, Genschel U. Robustness of central carbohydrate metabolism in developing maize kernels. *Phytochemistry*, 2006, 67: 1460–1475.

[40] Zhang Z Y, Zheng X X, Yang J, Messing J, Wu Y R. Maize endosperm-specific transcription factors O_2 and PBF network the regulation of protein and starch synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 10842–10847.

[41] López-González C, Juárez-Colunga S, Morales-Elías N C, Tiessen A. Exploring regulatory networks in plants: transcription factors of starch metabolism. *PeerJ*, 2019, 7: e6841.

[42] Dai D W, Ma Z Y, Song R T. Maize kernel development. *Mol Breed*, 2021, 41: 2.

[43] Fisher D K, Gao M, Kim K N, Boyer C D, Guiltinan M J. Allelic analysis of the maize *amylose-extender* locus suggests that independent genes encode starch-branching enzymes IIa and IIb. *Plant Physiol*, 1996, 110: 611–619.

[44] Kim K N, Fisher D K, Gao M, Guiltinan M J. Molecular cloning and characterization of the *Amylose-Extender* gene encoding starch branching enzyme IIB in maize. *Plant Mol Biol*, 1998, 38: 945–956.

[45] Liu F S, Ahmed Z, Lee E A, Donner E, Liu Q, Ahmed R, Morell M K, Emes M J, Tetlow I J. Allelic variants of the *amylose extender* mutation of maize demonstrate phenotypic variation in starch structure resulting from modified protein-protein interactions. *J Exp Bot*, 2012, 63: 1167–1183.

[46] Forestan C, Farinati S, Varotto S. The maize *PIN* gene family of auxin transporters. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 16.

[47] Doll N M, Just J, Brunaud V, Caïus J, Grimault A, Depège-Fargeix

N, Esteban E, Pasha A, Provart N J, Ingram G C, Rogowsky P M, Widieza T. Transcriptomics at maize embryo/endosperm interfaces identifies a transcriptionally distinct endosperm subdomain adjacent to the embryo scutellum. *Plant Cell*, 2020, 32: 833–852.

[48] Hu S T, Wang M, Zhang X, Chen W K, Song X R, Fu X Y, Fang H, Xu J, Xiao Y N, Li Y R, Bai G H, Li G S, Yang X H. Genetic basis of kernel starch content decoded in a maize multi-parent population. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19: 2192–2205.

[49] Wassom J J, Wong J C, Martinez E, King J J, DeBaene J, Hotchkiss J R, Mikkilineni V, Bohn M O, Rocheford T R. QTL associated with maize kernel oil, protein, and starch concentrations; kernel mass; and grain yield in Illinois high oil × B73 backcross-derived lines. *Crop Sci*, 2008, 48: 243–252.

[50] Wang Y Z, Li J Z, Li Y L, Wei M G, Li X H, Fu J F. QTL detection for grain oil and starch content and their associations in two connected $F_{2:3}$ populations in high-oil maize. *Euphytica*, 2010, 174: 239–252.

[51] Wang H W, Han J, Sun W T, Chen S J. Genetic analysis and QTL mapping of stalk digestibility and kernel composition in a high-oil maize mutant (*Zea mays* L.). *Plant Breed*, 2009, 129: 318–326.

[52] Yang G H, Dong Y B, Li Y L, Wang Q L, Shi Q L, Zhou Q. Verification of QTL for grain starch content and its genetic correlation with oil content using two connected RIL populations in high-oil maize. *PLoS One*, 2013, 8: e53770.

[53] Guo Y Q, Yang X H, Chander S, Yan J B, Zhang J, Song T M, Li J S. Identification of unconditional and conditional QTL for oil, protein and starch content in maize. *Crop J*, 2013, 1: 34–42.

[54] Dong Y B, Zhang Z W, Shi Q L, Wang Q L, Zhou Q, Li Y L. QTL identification and meta-analysis for kernel composition traits across three generations in popcorn. *Euphytica*, 2015, 204: 649–660.

[55] Wang Z Y, Liu N, Ku L X, Tian Z Q, Shi Y, Guo S L, Su H H, Zhang L K, Ren Z Z, Li G H, Wang X B, Zhu Y G, Qi J S, Zhang X, Chen Y H. Dissection of the genetic architecture for grain quality-related traits in three RIL populations of maize (*Zea mays* L.). *Plant Breed*, 2016, 135: 38–46.

[56] 李学慧, 申顺先, 李玉玲, 曹雯梅, 杜红. 利用种子性状 QTL 定位高油玉米淀粉含量 QTL. 华北农学报, 2012, 27(2): 97–99.
Li X H, Shen S X, Li Y L, Cao W M, Du H. QTL analysis of starch content in high-oil maize using seed trait QTL. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2012, 27(2): 97–99 (in Chinese with English abstract).

[57] 兰天茹, 崔婷婷, 何坤辉, 常立国, 刘建超. 不同氮水平下玉米子粒品质性状的 QTL 定位. 玉米科学, 2017, 25(2): 6–11.
Lan T R, Cui T T, He K H, Chang L G, Liu J C. QTL mapping of kernel quality traits under different nitrogen treatments in maize. *J Maize Sci*, 2017, 25(2): 6–11 (in Chinese with English abstract).

[58] 赵志鑫, 崔婷婷, 何坤辉, 兰天茹, 常立国, 刘建超. 多环境下玉米籽粒品质性状的 QTL 定位. 农业生物技术学报, 2018, 26: 2027–2035.
Zhao Z X, Cui T T, He K H, Lan T R, Chang L G, Liu J C. Mapping QTL for grain quality traits in maize (*Zea mays*) under multi-environments. *J Agric Biotech*, 2018, 26: 2027–2035 (in Chinese with English abstract).

[59] 李雪莹, 吴晗, 张君, 韩笑, 贾恩吉, 关淑艳, 卢敏, 张大瑜. 玉米淀粉 QTL 定位分析. 玉米科学, 2019, 27(6): 46–51.
Li X Y, Wu H, Zhang J, Han X, Jia E J, Guan S Y, Lu M, Zhang D Y. Analysis of QTL mapping on maize starch. *J Maize Sci*, 2019, 27(6): 46–51 (in Chinese with English abstract).

[60] Lin F, Zhou L, He B, Zhang X L, Dai H X, Qian Y L, Ruan L, Zhao H. QTL mapping for maize starch content and candidate gene prediction combined with co-expression network analysis. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 1931–1941.

[61] 王锐璞, 董振营, 高悦欣, 龙艳, 万向元. 玉米籽粒淀粉含量遗传基础与调控机制. 中国生物工程杂志, 2021, 41(12): 47–60.
Wang R P, Dong Z Y, Gao Y X, Long Y, Wan X Y. Research progress on genetic structure and regulation mechanism on starch content in maize kernel. *China Biotechnol*, 2021, 41(12): 47–60 (in Chinese with English abstract).

[62] Yan H B, Pan X X, Jiang H W, Wu G J. Comparison of the starch synthesis genes between maize and rice: copies, chromosome location and expression divergence. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 815–825.

[63] Li J H, Guiltinan M J, Thompson D B. Mutation of the maize *sbe1a* and *ae* genes alters morphology and physical behavior of *wx*-type endosperm starch granules. *Carbohydr Res*, 2007, 342: 2619–2627.

[64] Lappe R R, Baier J W, Boehlein S K, Huffman R, Lin Q H, Wattebled F, Settles A M, Hannah L C, Borisjuk L, Rolletschek H, Stewart J D, Scott M P, Hennen-Bierwagen T A, Myers A M. Functions of maize genes encoding pyruvate phosphate dikinase in developing endosperm. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: E24–E33.

[65] Noguero M, Atif R M, Ochatt S, Thompson R D. The role of the DNA-binding one zinc finger (DOF) transcription factor family in plants. *Plant Sci*, 2013, 209: 32–45.

[66] Qi X, Li S, Zhu Y, Zhao Q, Zhu D Y, Yu J J. *ZmDof3*, a maize endosperm-specific Dof protein gene, regulates starch accumulation and aleurone development in maize endosperm. *Plant Mol Biol*, 2017, 93: 7–20.

[67] Wu J D, Chen L, Chen M C, Zhou W, Dong Q, Jiang H Y, Cheng B J. The DOF-domain transcription factor ZmDOF36 positively regulates starch synthesis in transgenic maize. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 465.

[68] Chen Y Z, Cao J. Comparative analysis of *Dof* transcription factor family in maize. *Plant Mol Biol Rep*, 2015, 33: 1245–1258.

[69] Fan K, Wang M, Miao Y, Ni M, Bibi N, Yuan S N, Li F, Wang X D. Molecular evolution and expansion analysis of the NAC transcription factor in *Zea mays*. *PLoS One*, 2014, 9: e111837.

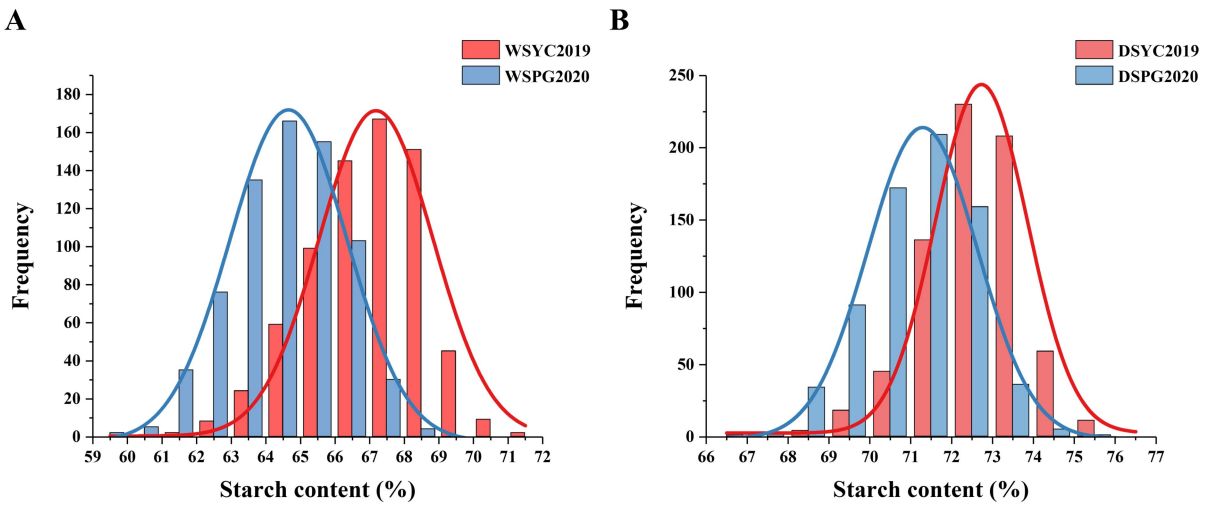
[70] Zhang J J, Chen J, Yi Q, Hu Y F, Liu H M, Liu Y H, Huang Y B. Novel role of ZmaNAC36 in co-expression of starch synthetic genes in maize endosperm. *Plant Mol Biol*, 2014, 84: 359–369.

[71] Peng X J, Wang Q Q, Wang Y, Cheng B J, Zhao Y, Zhu S W. A maize NAC transcription factor, *ZmNAC34*, negatively regulates starch synthesis in rice. *Plant Cell Rep*, 2019, 38: 1473–1484.

[72] Zhang Z Y, Dong J Q, Ji C, Wu Y R, Messing J. NAC-type transcription factors regulate accumulation of starch and protein in maize seeds. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 11223–11228.

[73] Kolbe A, Tiessen A, Schluepmann H, Paul M, Ulrich S, Geigenberger P. Trehalose 6-phosphate regulates starch synthesis via posttranslational redox activation of ADP-glucose pyrophosphorylase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 11118–11123.

[74] Sekhon R S, Lin H N, Childs K L, Hansey C N, Buell C R, Leon N D, Kaeppler S M. Genome-wide atlas of transcription during maize development. *Plant J*, 2011, 66: 553–563.

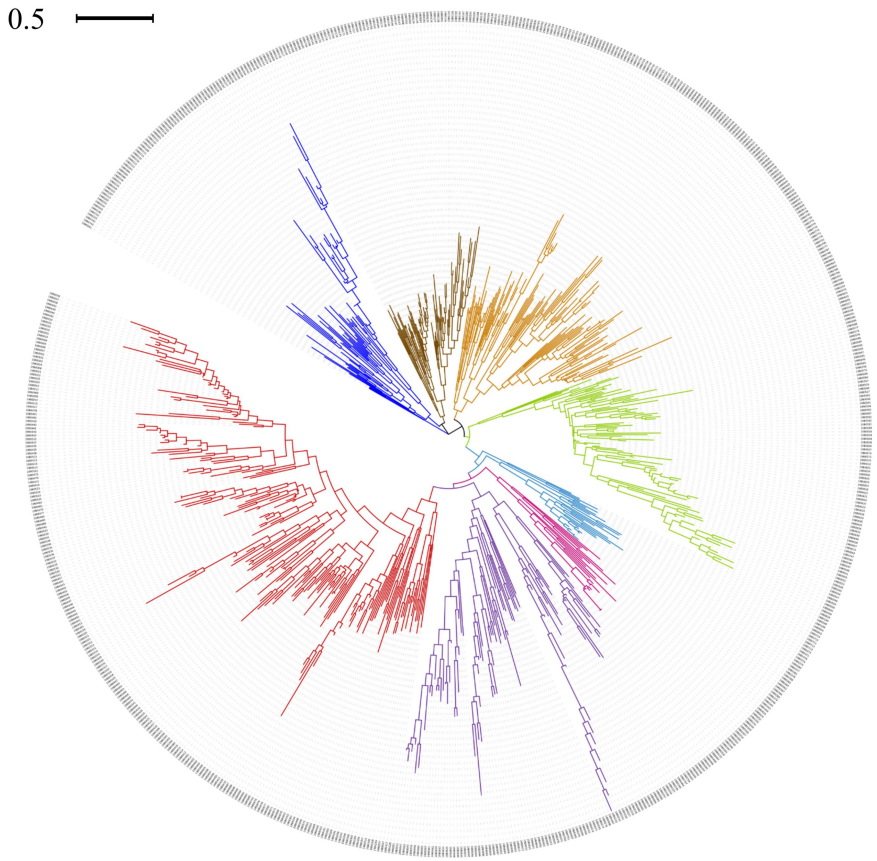


附图 1　玉米籽粒湿基(A)和干基(B)淀粉含量频率分布

Fig. S1　Frequency distribution of wet-base (A) and dry-base (B) starch contents of maize kernel

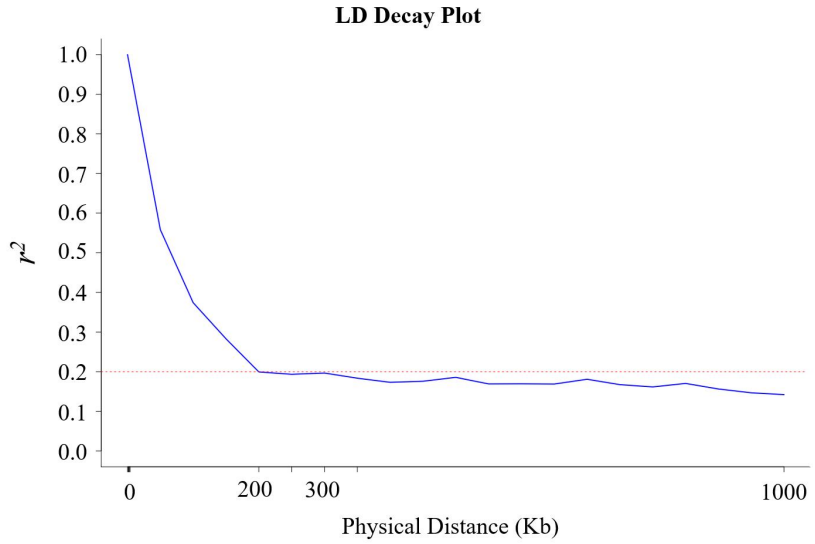
WSYC2019: 2019 年崖城玉米籽粒湿基淀粉含量; WSPG2020: 2020 年平谷玉米籽粒湿基淀粉含量; DSYC2019: 2019 年崖城玉米籽粒干基淀粉含量; DSPG2020: 2020 年平谷玉米籽粒干基淀粉含量。

WSYC2019: wet-base starch content of maize kernel from Yacheng in 2019; WSPG2020: wet-base starch content of maize kernel from Pinggu in 2020; DSYC2019: dry-base starch content of maize kernel from Yacheng in 2019; DSPG2020: dry-base starch content of maize kernel from Pinggu in 2020.



附图 2　玉米自交系系统进化树

Fig. S2　Phylogenetic tree of maize inbred lines



附图 3　连锁不平衡衰减分析

Fig. S3　Linkage disequilibrium (LD) decay analysis

横坐标表示同一染色体上单核苷酸位点(SNP)之间的物理距离，纵坐标表示连锁不平衡参数 r^2 值。

The abscissa indicates the distance of SNPs within the same chromosome, and the ordinate indicates the parameter r^2 of LD.

附表 1　本研究所鉴定 67 个玉米籽粒淀粉含量关联分析显著 SNP 信息

Table S1　67 significant SNPs associated with maize kernel starch content identified in this study

关联位点 Associated SNP	染色体 Chr.	位置 Position (bp)	*P* 值 *P*-value	表型变异率 PVE (%)	性状及环境 Trait and environment
SYN20034	1	13,864,423	4.83E-05	0.94	C*
PZE-101026314	1	16,041,430	1.16E-04	1.22	A
PZE-101058274	1	42,284,401	8.48E-04	2.56	D
PZE-101060842	1	44,730,532	4.27E-05	2.89	E, F
PZE-101099263	1	93,135,341	2.46E-05	0.13	B
PZE-101105385	1	109,861,210	3.43E-04	0.76	D
PZE-101107894	1	115,245,510	4.01E-07	2.86	A, C, D, F
PZE-101117618	1	144,859,179	9.63E-04	0.99	E
PZE-101182888	1	231,208,427	9.34E-05	5.05	B, C
PZE-101188800	1	237,883,989	5.74E-04	0.92	D
PZE-101224367	1	279,939,641	3.43E-04	1.09	A
PZE-101233856	1	286,821,902	2.85E-04	3.93	B, C
PZE-102000560	2	837,383	5.60E-04	0.11	B, C
SYN4735	2	9,618,618	1.02E-05	5.08	B, E
SYN19565	2	32,086,278	1.84E-04	3.23	A
PZE-102055831	2	35,216,627	4.31E-04	1.15	A
PZA02450.1	2	49,124,335	5.70E-04	2.50	F
PZE-102082146	2	69,751,058	8.97E-04	4.28	F
SYN33606	2	169,623,783	4.00E-06	0.21	F
PZE-102123716	2	176,643,239	9.36E-05	2.66	D, F
PZE-102131295	2	187,143,781	3.36E-04	1.68	B
PZA03527.1	3	5,148,837	7.57E-04	7.09	B, C
PZE-103024939	3	16,957,568	1.76E-04	1.30	A
PZE-103065358	3	105,359,736	9.15E-07	1.97	A
PZE-103112971	3	175,092,704	6.95E-05	0.19	F
PZE-103165581	3	218,640,885	2.34E-05	5.86	E, F
PZE-104044786	4	69,044,273	1.14E-04	0.47	A
PZE-104080388	4	158,252,821	3.53E-05	0.01	A
PZE-104092771	4	171,771,502	5.79E-06	3.12	E
PZE-104116111	4	196,212,782	2.20E-04	2.78	E
SYN37141	4	227,482,564	3.12E-04	1.17	E

PZE-105024985	5	12,912,185	4.13E-04	2.10	B, F
SYN27691	5	23,539,045	2.36E-05	0.13	F
PZE-105070840	5	77,119,846	4.46E-04	0.60	A
PZE-105111323	5	172,217,865	1.39E-04	2.36	B, E
PZE-105132778	5	194,317,312	1.53E-04	0.96	C, F
PZE-105158980	5	212,371,623	6.15E-07	0.11	C
SYN35254	5	218,593,404	1.48E-04	2.71	B
PZE-106041751	6	93,712,294	3.59E-06	6.34	B, D, F
PZE-106041753	6	93,713,273	5.79E-06	6.56	C, E
PZE-106049962	6	102,943,268	1.07E-04	3.99	A
PZE-106049961	6	102,943,378	1.70E-04	3.60	C
SYN4597	6	107,195,543	1.11E-04	3.71	F
PZE-106088503	6	150,161,584	5.29E-04	1.77	E
PZE-106104150	6	159,598,074	1.94E-04	0.25	B
SYN4194	6	162,814,863	2.76E-05	2.98	B, C
SYN10687	6	169,009,504	4.06E-05	0.56	E
SYN32203	7	8,799,859	2.50E-05	0.02	D
SYN34669	7	9,820,060	5.57E-05	5.43	D, E
PZE-107044349	7	91,690,556	6.53E-04	0.08	B
SYN17951	7	143,619,654	3.39E-06	5.55	D, E, F
PZE-107088998	7	148,971,333	3.54E-05	0.10	E, F
SYN34204	7	156,490,174	8.51E-04	0.96	B
PZE-108005623	8	5,939,105	8.88E-05	3.99	A, D
PZE-108038271	8	63,280,888	5.15E-04	0.31	C
PZE-108053763	8	97,541,328	1.09E-07	0.03	D, F
SYN21795	8	117,579,482	7.45E-05	5.59	B, C
PZE-108064353	8	117,743,973	1.29E-04	2.07	F
ZM012274-0351	8	120,522,562	8.98E-05	2.03	E
SYN14914	8	132,971,220	6.87E-05	0.48	D
PZE-108078728	8	138,559,450	9.03E-04	2.54	B
PZE-109003046	9	3,291,982	5.83E-04	1.73	B, C
PZA03595.2	9	96,808,133	7.94E-05	0.70	F
PZE-109054725	9	98,196,277	7.53E-04	0.97	B
PZE-109069969	9	117,528,657	1.98E-04	1.15	A
SYN12403	10	2,241,835	1.30E-06	2.31	F
PZE-110061626	10	117,865,752	9.07E-07	0.67	A, C

*: A: 2019 年崖城玉米籽粒湿基淀粉含量(WSYC2019); B: 2020 年平谷玉米籽粒湿基淀粉含量(WSPG2020); C: 玉米籽粒湿基淀粉含量最佳线性无偏预测值(WSBLUP); D: 2019 年崖城玉米籽粒干基淀粉含量(DSYC2019); E: 2020 年平谷玉米籽粒干基淀粉含量(DSPG2020); F: 玉米籽粒干基淀粉含量最佳线性无偏预测值(DSBLUP) ; Chr: 染色体; PVE: 表型解释率。

*: A: wet-base starch content of maize kernel from Yacheng in 2019 (WSYC2019); B: wet-base starch content of maize kernel from Pinggu in 2020 (WSPG2020); C: the best linear unbiased prediction value of maize kernel wet-base starch content (WSBLUP); D: dry-base starch content of maize kernel from Yacheng in 2019 (DSYC2019); E: dry-base starch content of maize kernel from Pinggu in 2020 (DSPG2020); F: the best linear unbiased prediction value of maize kernel dry-base starch content (DSBLUP); Chr: chromosome; PVE: phenotypic variation explained.